山 澄 玲 子*：二三の植物の落葉に於ける解剖學的研究 (1)**

Reiko YAMAZUMI (Miss)*: Anatomical studies on the defoliation in some plants. (1)**

落葉の形態については，特殊な個々の研究として又は他の研究の一部として夙に發表されたものがある。これらの中には落葉に際して離層が形成されることは示されているが，離層そのものの形態がる詳しく取扱れらつている場合は非常に少い。(Pfeiffer: Die Pflanzlichen Trennungsgewebe. 1928; Lie: The morphology of leaf-fall. 1911 參照)。此處に行つたところの研究は，主として離層の發達狀態を中心にしてそれに附隨する落葉の外部的內部的の種々の狀態を，ツタ，トチノキ，セキコク を材料として 11 月上旬までに行つた觀察の結果である。落葉の形態としてツタ（單葉及び複葉），トチノキ（複葉）は大體同樣に通例の經過を辿るが，別に葉が莖の下部から先端に向つて順次に離落して行く例としてセキコクがある。なお複葉の場合の落葉型として說明の便宜上完全二次型，不完全二次型，一次型に分ける。即ち完全二次型——一次的段階として小葉が全部離落し，次いで葉柄がその基部から離落するもの，(例. ツタ，フジ，ダイズ，トチノキの殆んど全部)。不完全二次型——小葉數枚は離落しても未だ幾枚かが葉柄に附着したままで葉柄ごと葉柄の基部から離落するもの（例. ヤブカラシ，トチノキの一部)。一次型——小葉のすべてが葉柄に附着したまま葉柄と共にその基部から離落するもの（羊齒類の殆んど全部)。

ツタ *Parthenocissus Thunbergii* Nakai

ツタの葉は長い葉柄を有する 3—5 掌狀脈の明かな單葉の場合が多いが，3—5 小葉を有する掌狀複葉となることも少なからずあり，單葉から複葉へ或は複葉相互間の移行型も多い。そしてこれらは規則的とは言えないが，三裂複葉の葉の葉腋より出る分枝からは三裂複葉，五裂複葉のそれからは五裂複葉の葉が多く出る傾向があるように思われる。或一株から出た分枝の中にその殆んどすべての葉が五裂複葉を有しているという顯著な例があつた。

1. 落葉經過の外部的觀察. 落葉を全く完了するまでの經過は外部からの觀察に基いて次の a)— e) の 5 段階に分けることができる。

a) 夏から引續いて 10 月中旬までは葉は青青として何等落葉の兆しが見えない。b) 10 月中，下旬から落葉を始め，單葉の場合も，二裂，三裂，四裂及び五裂複葉の場合

* 東京大學 理學部植物學敎室. Botanical Institute, Faculty of Science, University of Tokyo.

** Contributions from the Division of Plant-Morphology, Botanical Institute, Faculty of Science, University of Tokyo, N. S. No. 59.

も同じく最初に葉柄頂端部をめぐつて顯著な横すじが認められる。c). やがてその部分から葉身のみが落ち，また葉身の殘存するものも僅かの刺戟で容易に離落するようになる。d) 葉身離落後約 5—7 日の間は葉柄は枝についてそのまゝの形を保ち殘つているが，e) やがて葉柄もその基部から離落する。(岡田：つたノ落葉，本誌 5: 256-262, 昭和3年參照)

この經過は何れの葉に於ても殆んど例外なく行われ地上に落ちたものの中にも葉身が葉柄に附着したまゝで落葉しているものは認められなかつた。したがつて離葉に際して離層が形成されると推定され，順序及び時期は上述の狀態と關連するものと予想される。

2. 內部形態. 以上の外部觀察による各々の段階について，葉柄の頂端部及び基部の縱斷面を觀察して各部の組織變化が次の順序で行われることを認めた。

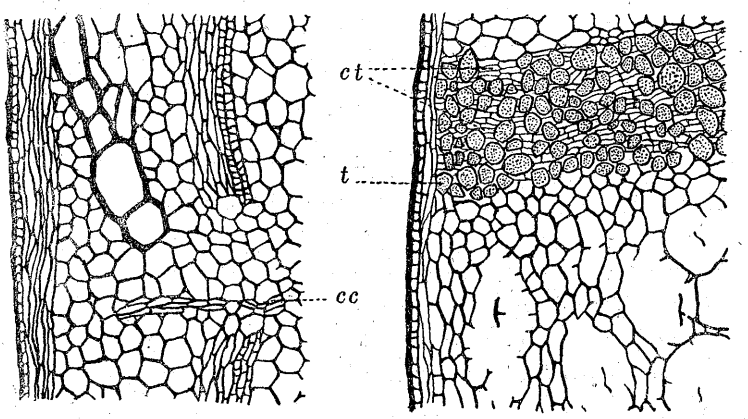
a) 10 月上旬の觀察. 葉柄頂端部，基部共に特に離落の準備は認められない。

b) 10 月下旬の觀察. 頂端部の横すじの部分に部分的に切れ切れに今まで認められなかつた細胞群，即ち木栓形成層が現われ始めるが (第1圖 A)，基部は a) の段階と全く同樣で，何等の變化も認められない。

c) 11 月上旬の觀察. この時期に於ては葉身と葉柄とを附着させたまま切片を作製するのは困難である爲，自然その觀察も離落直後ということになる。したがつて葉身の離落したままの狀態で觀察を進めてみた。

頂端部. b) 段階に於て現われた木栓形成層は更に諸所に顯著に形成され一平面に並ぶ。この點から推察して離層はツタに於ては葉身側でなく葉柄側に形成される。即ちこの場合木栓層は葉身の方には全く殘されないことが判明した。

基部. 葉によつては一部分に木栓形成層らしきものが認められるのもあるが，多くは未だ變化がみられない。



第 1 圖. A. (×110) 着葉時に於けるツタの葉身と葉柄との境界部，B. (×110) 葉柄離落後に於ける葉柄基部，cc：木栓形成層，ct：木栓層 (離層)，t：タンニン細胞.

d) 葉身離落後 5—7 日に於ける觀察では，一連の木栓形成層と共にその附近にタンニンを含む細胞が所々に認められる。

e) 更に數日を經過すると葉柄も次第に枯死して基部から離落してしまう。その落下後に於ける觀察は第 1 圖 B に示される。即ち所謂離層というべき木栓層が相當に發達を遂げ，7—10 層位になつているのが認められると同時に，タンニンを含んだ細胞も多數離層近邊に現われて來ている。

なお落葉後離層の部分が暗褐色に見えるのはタンニンその他の色素が離層部に含まれる場合とみられ，ツタもその一例と見做される。

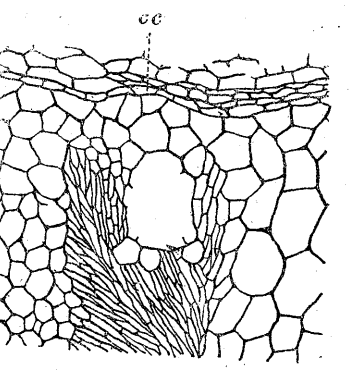
3. 實驗と觀察. 自然の狀態に於て落葉に際し離層が特定の場所に形成されることは上記の通りであるが，人爲的の外傷による離層の形成についてツタに於て二三の實驗を試みた。

A. 10 月上旬. 先ず前項の a) の狀態にある葉を葉身の基部，即ち將來離層を生ずる葉柄頂端部の少し上で摘取つてしまう。このような操作を加えた後のこの部分を觀察してみた。

A-1. 1 日經過. この部を含んだ縱斷に於て組織の特殊な變化は見られない。葉身の失われた面には摘取つた爲に破壞した細胞が並んでいる。

A-2. 3 日經過. 切斷面から數層內部，即ち本來離層の形成される場所に切れ切れにではあるが木栓形成層と思われるものが出來かかつて來ている。

A-3. 5 日經過. 切れ切れにできた木栓形成層は長く連なり，部分的には層が厚くなつて來ている(第 2 圖)。こうして葉柄頂端部はやがて木栓層によつて覆われるのであるが，この葉柄はそのまゝの形で秋季落葉の時期まで殘存し，他の操作を加えない葉の落葉期と略々同時期に葉柄基部に離層が形成される。



第 2 圖. (×110) ツタの葉身の基部の人爲的に葉身を摘取つた後に現れた木栓形成層，(5 日經過)，cc：木栓形成層.

B. 次に葉柄基部から先 (葉柄及び葉身) を摘取つた場合も，その經過は同樣で先ず木栓形成層が現われ，次にそれがつながり，漸次層を增し，期間がたつにつれて次第に木栓層となり，前述の離層の形成されたことによつて離落した場合と全く同樣の結果になる (第 1 圖 B 參照)。

C. その次に葉柄の中途で切斷してみた。この場合相當期間を經過しても切口附近に癒傷組織は全く現われず，B の場合と同樣葉柄基部に離層が發達しその分離組織が完成すると切斷した葉柄が離落するのをみた。

以上の如く綠葉として旺盛なはたらきを營んでいる葉を部分的にとり去つてできた木

栓層は，離層としてでなく癒傷組織として出現したものとも解釋出來るが，實驗の結果は自然の落葉に際して形成される離層とその位置が同樣であり，また形成の狀態，形態等に於ても全く同樣であり，これら特定の部位以外には癒傷組織形成のないことを知つた。こゝに於て自然の狀態に於て落葉した後その離層部は落葉を司ると共に癒傷組織としての機能を果すということも，自然の狀態の落葉という現象を離れた癒傷組織と一致することによつて一應解明できることと思う。併し，虫蝕その他によつて葉身が損われても，その程度によつては當然落葉する時期に落葉經過を辿るものであり，Aの操作は葉身を全部を摘取つた場合であることを注意すべきであつて，如何なる程度に葉身を切り取つた時にその反應として葉柄頂端部の木栓層形成が起るかは更に調査を要する點である。このことから離層と癒傷組織との關連性をなお追究してみれば興味のある結果が得られることと思う。

トチノキ *Aesculus turbinata* Blume

トチノキも複葉であるが，小葉に葉柄はなく共有の葉柄に6—9枚の小葉を有する。

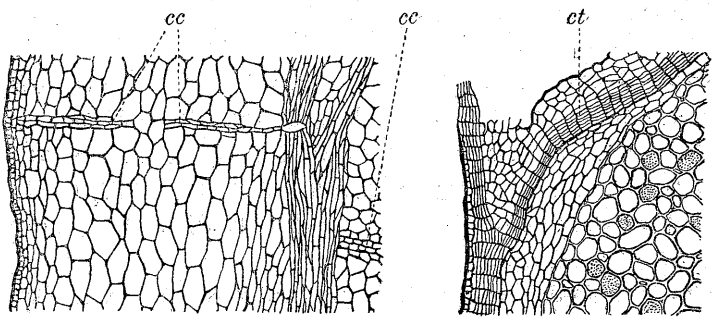
1. 落葉經過の外部的觀察. 10月下旬から暫くの間觀察を續けてみると，多くの葉はツタに見られるように先ず小葉の1枚々々が離落し，當分の間は葉柄のみが殘り，後に葉柄がその基部から離落するものと（完全二次型），小葉を全部つけたまま，又は小葉の幾らかを殘したまま葉柄基部から離落しているもの（一次型及び不完全二次型）とが認められた。後者の例も少くはないが，完全二次型が壓倒的であつて，この型がトチノキに於ける落葉の正常な狀態と判定出來る。

2. 內部形態. 1) 完全二次型の場合. ツタと全く同樣の經過を辿る。即ち小葉の個々に時期的な差こそあれ何れも小葉と總葉柄との境界の組織の所々に分裂した細胞（小型で扁平な細胞）が認められ，それが縱の分裂を行つて橫に伸び次第に繋つた木栓形成層となる（第3圖 A）。全體が連ると同時に層も厚くなる。この間當初に於ては葉柄基部の細胞には特別な變化は認められないが，小葉が離落する前後に木栓形成層は切れ切れに現われ，次第に繋つてくるのが認められ，組織の特徵はツタの場合とよく一致する。

小葉が離落してしまつた後暫くは葉柄のみが殘つて枝に附着しているが，この間に於て葉柄基部の離層は次第に發達して行く。即ち小葉の離落する頃切れ切れであつた木栓形成層の細胞は次第に分裂を行つて連なり，盛んに分裂して相當に層の厚い木栓層となる。第3圖 B は葉柄の離落直後のその附着部の模樣である。5—6層の木栓層が離落した部位に認められる。この場合離層は完全に枝の方にのみ殘つて癒傷組織となり，離落した方の葉柄側には離層の形跡は全く認められない。

木栓層は木栓形成層を中心にして更に分裂して數を增し，日數がたつにつれて外氣との接觸面は褐色化し，外觀的には他の（癒傷組織以外の）皮層の部分と殆んど同質となつてくる。

2) 正常でない場合 A. 一次型の落葉を行つた葉を直にとり上げてその小葉，葉柄の境界を含む部分を縱斷してみると，離層は完全な發達を遂げていないか又は全く分離組織



第 3 圖. A.（×110）トチノキの小葉と總葉柄との境界部．着葉時，B.（×85）總葉柄離落後の葉柄基部，cc：木栓形成層，ct：木栓層（離層，後に癒傷組織）．

の現われる徴候さえ認められない。即ち離層の形成される順序としては，通常一次的段階として小葉の1枚々々の基部に完全に離層の準備が出來上つてから二次的に葉柄基部にその形成をみるのであるが，この場合何等かの外的又は內的の刺戟によつて最初に葉柄基部に離層が形成されかけ，その方が早い時期に出來上つてしまつたとすればそこで葉と莖との間の體液流通は完全に遮斷され，結果として早く離層のでき上つた方から離落してしまうのは當然のことであり，更に葉柄頂端部の分離組織はそれ迄の狀態以上の發達を行う必要はないわけであり，從つて一次型の落葉形態が認められる。

B. また不完全二次型についてみると小葉の離落したあとには木栓層の發達が著しいにもかかわらず，小葉の殘存するものではこの部分の狀態は一次型の場合と同じく，この部に全く離層が發達しないか或は未完成に終つていることが解剖學的な觀察で認められた。つまりこれらの小葉の離層形成が起る以前，或は完成する以前に，何等かの條件によつて葉柄基部の離層が完成され，このような中間的な型式がひきおこされたということができる。（續）